云 南 植 物 研 究 1995; 17 (1): 67—71
Acta Botanica Yunnanica

山茶科核果茶属和石笔木属的胚胎学研究*

杨世雄 闵天禄
（中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204）

摘要 观察了短叶核果茶（*Pyrenaria garrettiana* Craib），石笔木（*Tutcheria championi* Nakai），粗毛石笔木（*T. hirta* (H. -M.) Li)）和屏边石笔木（*T. pingpienensis* H. T. Chang）的大小孢子和雌雄配子体的发生和发育过程，4个种的胚胎学特征高度相似，均为基本型药壁发育，腺质线毡层，同时型小孢子母细胞胞质分裂，四面体形小孢子四分体，二细胞成熟花粉，倒生胚珠，双珠被，薄珠心，单孢原。蓼型胚囊，卵细胞与助细胞区分明显，均具有珠被绒毡层和承珠盘，以蓼型胚囊区别于邻近的山茶属（*Camellia*）。

关键词 山茶科，核果茶属，石笔木属，胚胎学

EMBRYOLOGICAL STUDIES ON GENERA PYRENARIA AND TUTCHERIA OF FAMILY THEACEAE

YANG Shi-Xiong, MING Tian-Lu
(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract The species ivnestigated are *Pyrenaria garrettiana* Craib, *Tutcheria championi* Nakai, *T. hirta* (H. -M.) Li and *T. pingpienensis* H. T. Chang. Apart from the number of ovules in each locule, the mega-microsporogenesis and mega-microgatogenesis in all four species are high similar. Embrylogical features shared by these species include: anther tetrasporangiate; anther wall formation of the Basic type; endothecium fibrous; middle layers ephemeral; tapetum glandular; cytokinesis in the microspore mother cell simultaneous; mature pollen grains two-celled; ovules anatropous, bitegmic and tenuinucellate; archesporium one-celled and functioning directly as the megaspore mother cell; embryo sac formation of the *Polygonum* type; egg cell differentiating distinctly from synergids; integument tapetum and hypostase formed. Of these features, the embryo sac formation of the *Polygnoum* type forms a main difference from the related genus *Camellia* whose embryo sac formation conforms to the *Allium* type.

Key words Theaceae, *Pyrenaria*, *Tutcheria*, Embryology

核果茶属（*Pyrenaria* Bl.）和石笔木属（*Tutcheria* Dunn）隶属山茶科（Theaceae）山茶亚科(Camellioideae)，有关二属的系统位置存有不同的观点[1—3]。山茶科的胚胎学研究报道不多，且主要集中在山茶属（*Camellia*）中[4—8]，除 *Tutcheria shinkoensis* 的花药结构曾被描述[9]之外，尚未见有上述两属比较详尽的胚胎学研究资料，本文首次报道核果茶属1个种和石笔木属3个种共计4个种的大小

*国家自然科学基金资助项目（39370041）
1993-11-09 收稿，1994-03-02 修回

孢子和雌雄配子体的形成和发育过程，以期为澄清两属的系统位置提供新的资料。

材料和方法

实验材料及其来源见表1，均用改良的FAA固定液固定，乙醇系列脱水，二甲苯透明，常规石蜡包埋和切片，片厚3—10 μm，海氏苏木精染色，桔红G衬染，中性树脂封藏，Olympus光学显微镜下观察和拍照。

表1 胚胎学实验材料的来源及主要形态特征的比较

Table 1 The source and main morphological features of the materials for embryological studies

特 征	核果茶属 Pyrenaria	石 笔 木 属 Tutcheria		
	短叶核果茶 P. garrettiana	石笔木 T. championi	粗毛石笔木 T. hirta	屏边石笔木 T. pingpienensis
枝叶被毛情况	密被柔毛	无毛	密被粗毛	无毛
花 柱	离生	合生	合生	合生
子 房	5室	5室	3室	3室
果 实	核果状	蒴果，大，果瓣厚	蒴果，小，果瓣薄	蒴果，小，果瓣薄
每子房室胚珠数	2(—3)	2—3	3—5	2
凭证标本	杨世雄92006	杨世雄92001	杨世雄92003	杨世雄92015
材料来源	云南景洪	西双版纳植物园	西双版纳植物园	云南屏边
取材时间	1992.4.	1992.4—5.	1992.4—5.	1992.5.

观察结果

1. 花粉囊的发育

4个种基本一致。四囊型花药，早期花药横切面呈椭圆形，逐渐变成四棱形，内、外次生周缘层形成后（图版Ⅰ：1；Ⅲ：1），每层再平周分裂1次（图版Ⅰ：2；Ⅲ：2），形成4层同心排列的细胞层，此乃典型的基本型药壁发育，分化完成的花药壁一般由5层细胞构成（图版Ⅰ：3；Ⅲ：3），由外至内依次为表皮、药室内壁，两层中层及绒毡层，有时，中层层数略有增加。表皮细胞横切面长方形，花药成熟时一般彼此分离；药室内壁随花药的发育不断径向增宽，花药成熟时达最大，并在只切向壁和径向壁上出现纤维素的加厚；中层随花药的发育逐渐横向伸长成长梭形，不久即解体；绒毡层细胞初期单核，形状与相邻细胞无异，尔后，细胞不断增大，细胞质变浓，细胞核增大，常分裂为二，具腺细胞的特征（图版Ⅲ：3），小孢子形成时，绒毡层开始解体，花粉粒成熟时只剩残迹，属腺质绒毡层。

2. 小孢子发生

4个种基本一致。初生造孢细胞几次有丝分裂后，形成花粉母细胞，早期的花粉母细胞呈多角形，排列紧密（图版Ⅲ：4），以后，逐渐相互分开（图版Ⅰ：4），变圆（图版Ⅰ：5；Ⅲ：3），进入减数分裂，减数分裂的各个时期分虽见图版Ⅰ：5—10和图版Ⅲ：4—10，胞质分裂均为同时型，只在屏边石笔木中偶见减数分裂Ⅰ后有细胞板出现，但未追踪到以后的发育过程。小孢子四分体多为四面体形（图版Ⅰ：11；Ⅲ：12），偶见左右对称形或交互形（图版Ⅰ：12—13；Ⅲ：11），四分体解体后释放出单个的小孢子，此即雄配子体的第一个细胞。

不同的花药或同一花药不同的花粉囊内减数分裂不同步，偶见同一花粉囊内减数分裂不同步。

3. 雄配子体发育

4个种一致。刚形成的小孢子壁薄，细胞质浓，细胞核位于中央，随后，壁不断加厚，出现明显的3

沟，中央逐渐形成 1 个大液泡，细胞核被挤到边缘，经历一次有丝分裂后，形成 1 个大的营养细胞和 1 个小的生殖细胞，花粉成熟时，中央液泡消失，有大量营养物质积累，生殖细胞和营养核移向中央，以此二细胞状态散发。雄配子体的发育过程分别见图版Ⅰ：14—16 和图版Ⅲ：13—16。

4. 胚珠的发育

4 个种一致。均为倒生胚珠，双珠被（图版Ⅱ：1；Ⅳ：2），内珠被的发育较外珠被早（图版Ⅱ：2—3），到大孢子母细胞时期，内、外珠被包围了整个珠心，外珠被较内珠被短，珠柄侧外珠被发育微弱；珠孔由内珠被围成，珠孔直；珠心直，属薄珠心类型，胚囊成熟时，除合点端外，其他部位的珠心组织完全崩溃，由内珠被直接包裹胚囊，内珠被的最内属径向伸长，形成珠被绒毡层（图版Ⅱ：5；Ⅳ：13），合点端珠心组织发育成承珠盘（图版Ⅱ：10；Ⅳ：12）。

5. 大孢子发生和胚囊的形成

4 个种基本一致。孢原细胞为珠心表皮下起源（图版Ⅱ：2；Ⅳ：1），除了在石笔木和短叶核果茶中偶见 2 或 4 个孢原细胞外，均只 1 个孢原细胞，孢原细胞直接转化为大孢子母细胞（图版Ⅱ：3—4；Ⅳ：3），大孢子母细胞细历一定的伸长和扩大后即进入减数分裂，减数分裂Ⅰ后形成大孢子二分体（图版Ⅳ：4），减数分裂Ⅱ后形成大孢子四分体（图版Ⅱ：5；Ⅳ：5—6），四分体主要为线形和 T 形两种形状，偶见斜 T 形和交互形，珠孔端 3 个大孢子不久即退化（图版Ⅳ：7），合点端功能大孢子经过 3 次连续的有丝分裂，依次形成二核胚囊（图版Ⅱ：6；Ⅳ：8）、四核胚囊（图版Ⅱ：7—8；Ⅳ：9—10）和八核胚囊（图版Ⅱ：9—10；Ⅳ：11—12），此乃典型的蓼型胚囊形成过程（屏边石笔木只观察到四核胚囊期，以后过程的描述不包括此种）。成熟胚囊包括珠孔端的卵器，中央两个极核和合点端的 3 个反足细胞，卵细胞和助细胞有一定的区别，卵细胞较助细胞略大，细胞核较小，位于近合点端的细胞质中，液泡靠近珠孔端，助细胞则相反；两极核靠近卵器，不久相互融合（图版Ⅱ：9）；反足细胞一般成品字形排列。偶见双卵器（图版Ⅳ：14）和不育胚珠（图版Ⅳ：13）。

讨　论

1. 4 个代表种在形态上虽有比较明显的差异，但大小孢子的雌雄配子体的形成和发育过程表现出高度的相似，均为四囊型花药；基本型药壁发育；腺质绒毡层；连续型小孢子发育；四面体形小孢子四分体，少数为左右对称形或交互形；二细胞成熟花粉；倒生胚珠；双珠被，内珠被构成珠孔，内珠被最内层发育成珠被绒毡层；薄珠心，合点端珠心组织发育成承珠盘；单个孢原细胞直接发育成大孢子母细胞；合点端功能大孢子；单孢八核蓼型胚囊；卵细胞和助细胞在形态上有比较明显的不同。

2. 与邻近的山茶属相比，4 个代表种与山茶属在胚胎学上的主要区别在于胚囊发育的类型，后者为双孢八核葱型胚囊。

3. 4 个代表种的大小孢子和雌雄配子体的形成和发育过程极少出现不正常现象，是比较稳定的天然种源，在树木的杂交育种工作中有着其固有价值。

致谢　本文承蒙云南大学杨貌仙教授和本所梁汉兴副研究员和张香兰女士的指导，西双版纳热带植物园张玲小姐帮助采集部分实验材料。

参考文献

〔1〕Keng H. Two new Theaceous plants from Malaysia and a proposal to reduce *Tutcheria* to a synonym of *Pyrenaia*. *Gard Bull Sing*, 1972; **26:** 127—135.

〔2〕张宏达. 山茶科植物增补. 中山大学学报（自然科学版），1983，**22**(2): 104.

〔3〕叶创兴. 山茶科核果茶族的研究. 中山大学学报（自然科学版），1985，**24**(2): 81—86.

〔4〕刘成运，张香兰. 云南山茶雌雄配子体的发育. 云南植物研究，1983，**5**(2): 401—408.

〔5〕曹慧娟. 油茶胚胎学的观察. 植物学报，1965，**13**(1): 44—53.

〔6〕曹慧娟，李天庆. 金花茶种子早期发育的胚胎学研究. 北京林业大学学报，1986，**2**: 43—47.

〔7〕李天庆，曹慧娟. 金花茶小孢子囊、小孢子和雄配子体的发育. 北京林业大学学报，1986，**2**: 30—35.

〔8〕Charivukala J M. Development of male and female gametophytes in *Camellia sasanqua*. *Phytomorph*, 1978, **28**(3): 262—269.

〔9〕Keng H. Comparative morphological studies in Theaceae. Berkeley and Los Angeles: Univ. California Press, 1962.

〔10〕胡适宜. 被子植物胚胎学. 北京：人民教育出版社，1982.

〔11〕李正理. 植物制片技术（第二版）. 北京：科学出版社，1987.

〔12〕Davis G L. Systematic embryology of angiosperms. New York: Wiley and Sons, 1966.

图版说明

图版Ⅰ 短叶核果茶小孢子和雄配子体的形成和发育（图6—13×1400，图14—15×1000，其余各图均×700）

1.早期花药横切，示造孢细胞和3层花药壁：表皮，外次生周缘层（OSP）和内次生周缘层（iSP）。2.花药横切，示内、外次生周缘层平周分裂（箭头）。3.花药横切，示早期花粉母细胞和5层花药壁。4—5.花粉母细胞。6—10.花粉母细胞减数分裂。11—13.小孢子四分体。14—15.小孢子。16.成熟花药横切，示二孢成熟花粉粒，纤维素加厚的药室内壁及崩溃的表皮、中层和绒毡层。

图版Ⅱ 短叶核果茶大孢子和雌配子体的形成和发育（图1×200，其余各图均×700）

1.胚珠纵切，示倒生胚珠，双珠被和由内珠被构成的珠孔。2.早期胚珠纵切，示珠心表皮下起源的单个孢原细胞和内珠被原基（iip）的出现。3.胚珠纵切，示孢原细胞直接转化为大孢子母细胞和外珠被原基（oip）的出现。4.大孢子母细胞。5.斜T形大孢子四分体和由内珠被的最内层分化而成的珠被绒毡层（it）。6.二核胚囊。7—8.连续切片，四核胚囊。9—10.八核胚囊。9.珠孔端，示1个卵细胞（ec），1个助细胞（sy）和1个由两个极核融合成的次生核（sn），注：另1个助细胞被切离。10.合点端，示两个反足细胞（ant）（另1个被切离）和承珠盘（hy）

图版Ⅲ 石笔木小孢子和雄配子体的形成和发育（图5—9，16×1400，其余各图均×700）

1.早期花药横切，示造孢细胞和3层花药壁：表皮、外次生周缘层和内次生周缘层。2.花药横切，示内、外次生周缘层平周分裂（箭头）。3.花粉囊横切，示后期花粉母细胞和5层花药壁。4.早期花粉母细胞。5—10.花粉母细胞减数分裂。11—12.小孢子四分体。13.小孢子。14.早期二胞花粉。15.成熟花药横切，示二胞成熟花粉粒、纤维素加厚的药室内壁及崩溃的表皮、中层和绒毡层。16.图15中二胞成熟花花粒的放大。

图版Ⅳ 石笔木大孢子和雌配子体的形成和发育（图2×200，其余各图均×700）

1.珠心表皮下起源的单个孢原细胞。2.倒生胚珠纵切，示两层珠被和由内珠被构成的珠孔。3.大孢子母细胞。4.大孢子二分体。5.绒形大孢子四分体。6.T形大孢子四分体。7.单核胚囊及珠孔端退化的大孢子。8.二核胚囊。9—10.连续切片，四核胚囊。11.八核胚囊的珠孔端，示卵细胞、助细胞和两个极核（pn）。12.八核胚囊合点端。13.不育胚珠和明显的珠被绒毡层。14.双卵器现象。

Explanation of plates

Plate Ⅰ Formation and development of microspores and male gemetophytes of *Pyrenaria garrettiana* Craib (Figs. 6—13 ×1400, Figs. 14—15 ×1000, all others ×700)

Fig. 1. Transverse scetion (TS) of a young anther, showing sporogenous calls and three layers of anther wall: epidermis, outer secondary parietal layers (osp) and inner secondary parietal layer (isp). Fig. 2. TS of a anther, showing the periclinal division of both secondary parietal layers (arrow). Fig. 3. TS of anther, showing early pollen mother cells and five layers of anther wall. Fig. 4—5. Plooen mother cells. Fig. 6—10. Meiosis of pollen mother cells. Fig. 11—13. Microsore tetrads. Fig. 14—15. Microspores. Fig. 16. TS of a mature anther, showing mature twocelled pollen grains at shedding stage, and fibrous crassing endothecium with degenerating epidermis, middle layers and tapetum.

Plate Ⅱ. Formation and development of megaspores and female gametophyte of *Pyrenaria garrettiana* Craib (Fig. 1 × 200, all others × 700)

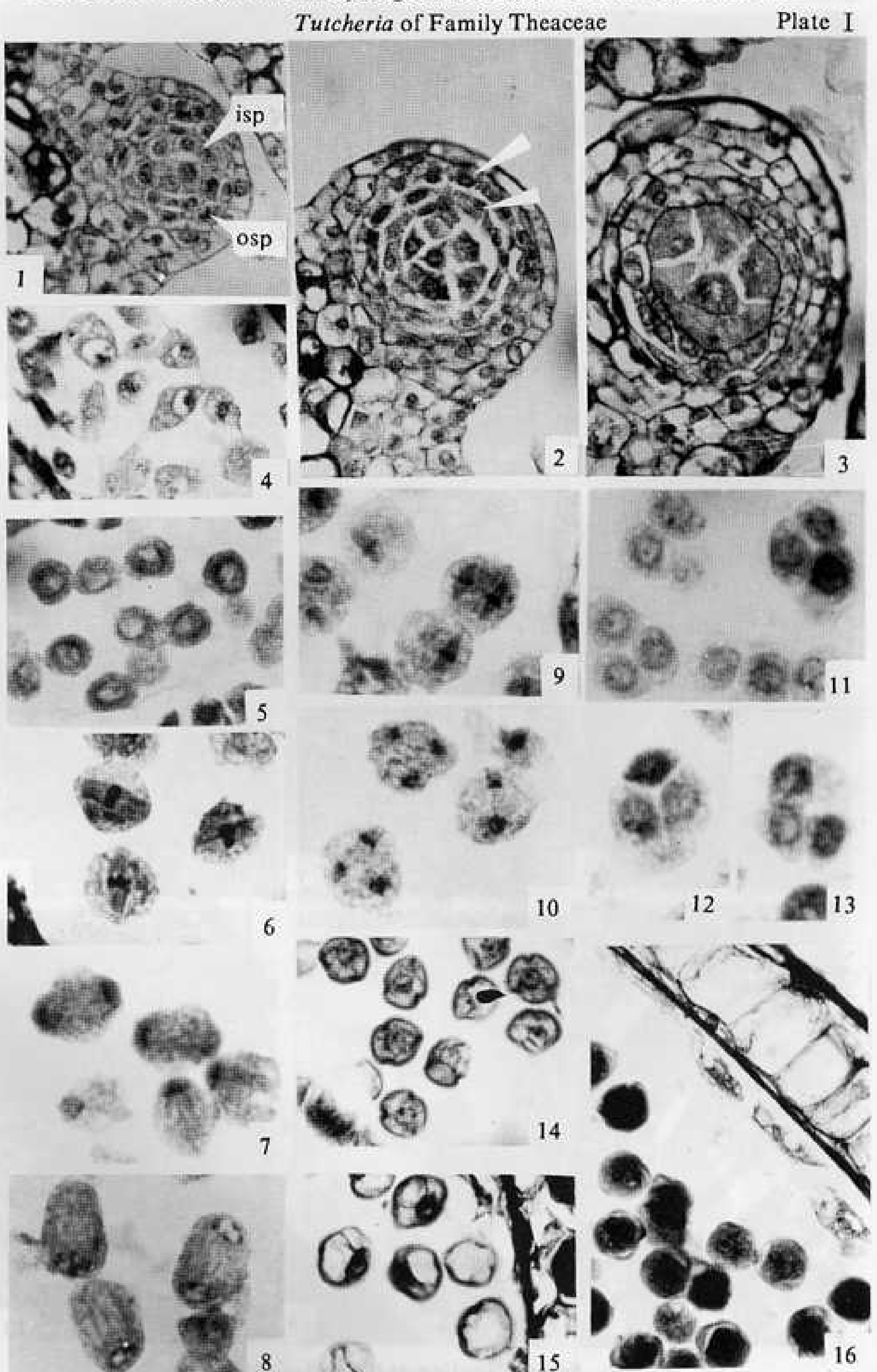
Fig. 1. Longitudinal scetion (LS) of a anatropous ovule, showing two layers of integument and the microphyle formed by inner integument. Fig. 2. LS of a young ovule, showing the hypodermal origin of single archesporium and the presence of inner integument promordia (iip). Fig. 3. LS of a ovule, showing archesporium functioning directly as megaspore mother cell and the presence of outer integument primordia (oip). Fig. 4. Megaspore mother cell. Fig. 5. Oblique T-shaped megaspore tetrad and the innermost layer of inner integument differentiating as integument tapetum(it). Fig. 6. 2-nucleate embryo sac. Figs. 7—8. Successive sections of 4-nucleate embryo sac. Figs. 9—10. 8-nucleate embryo sac. 9. The microphylar end, showing a egg cell (ec), a synergid (sy). and a seconary nucleus from the fusion of two polar nuclei, notice, another synergid has been away by the cut. 10. The chalazal end, showing antipodal cells (ant) and hypostasa (hy), notice, another antipodal cell has been away by the cut.

Plate Ⅲ. Formation and development of microspores and male gametophytes of *Tutcheria championi* Nakai (Figs. 5—9, 16 × 1400, all others × 700.)

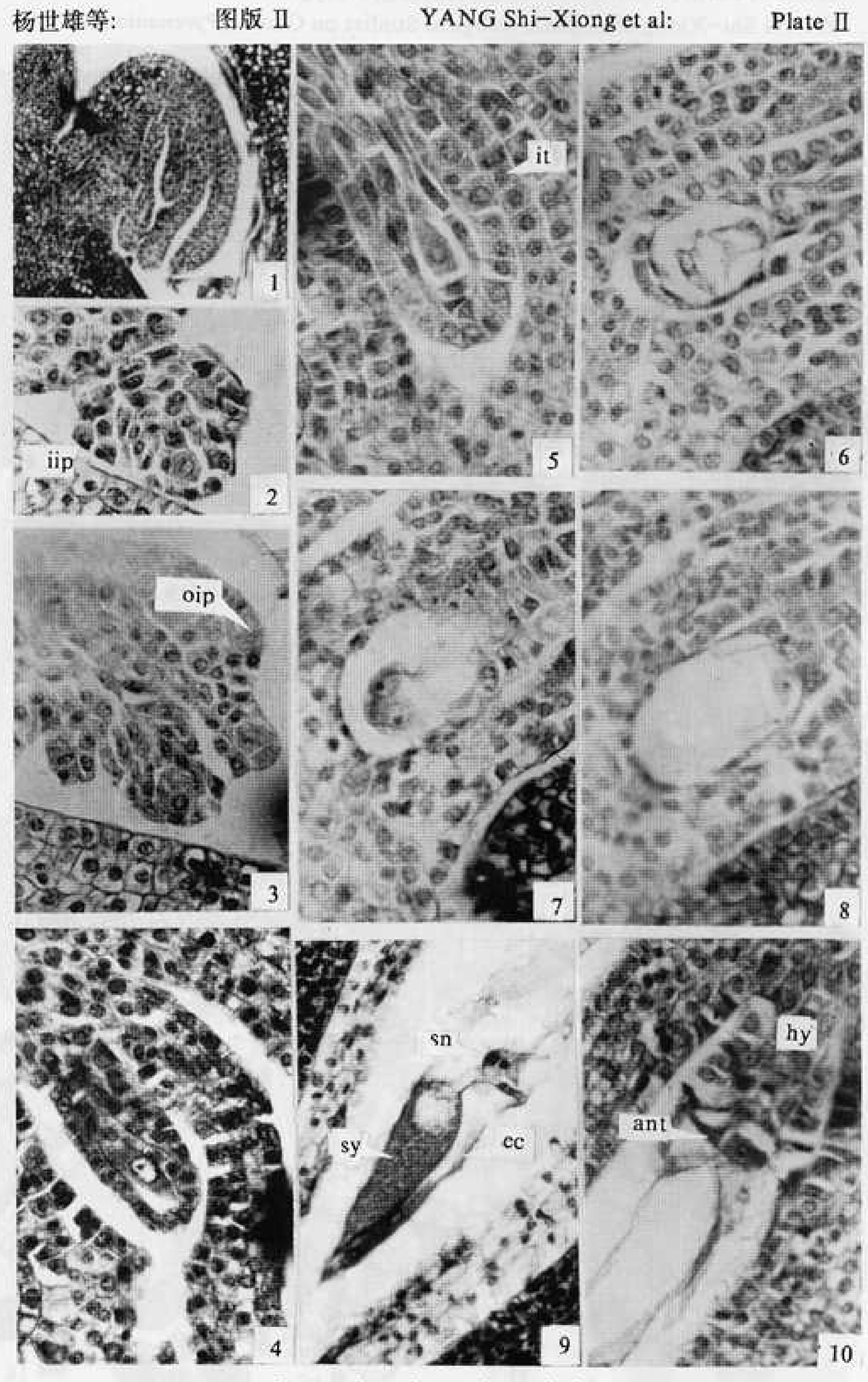
Fig. 1. TS of a young anther, showing sporogenous and three layers of anther wall: epidermis, outer secondary parietal layers (osp) and inner secondary parietal layer (isp). Fig. 2. TS of a anther, showing the periclinal division of both secondary parietal layers (arrow). Fig. 3. TS of a pollen sac, showing the pollen mother cells at late stage and five layers of anther wall. Fig. 4. Pollen mother cells at early stage. Figs. 5—10. Meiosis of pollen mother cells. Figs. 11—12. Microspore tetrads. Fig. 13. Microspores. Fig. 14. 2-celled pollen grains at early stage. Fig. 15. TS of a mature pollen sac, showing mature 2-celled pollen grains and fibrous crassing endothecium with degenerating epidermis, middle layers and tapetum. Fig. 16. Magnification of mature 2-celled pollen grains of Fig. 15.

Plate Ⅳ. Formation and development of megaspores and female gametophyte of *Tutcheria championi* Nakai (Fig. 2. × 200, all others × 700)

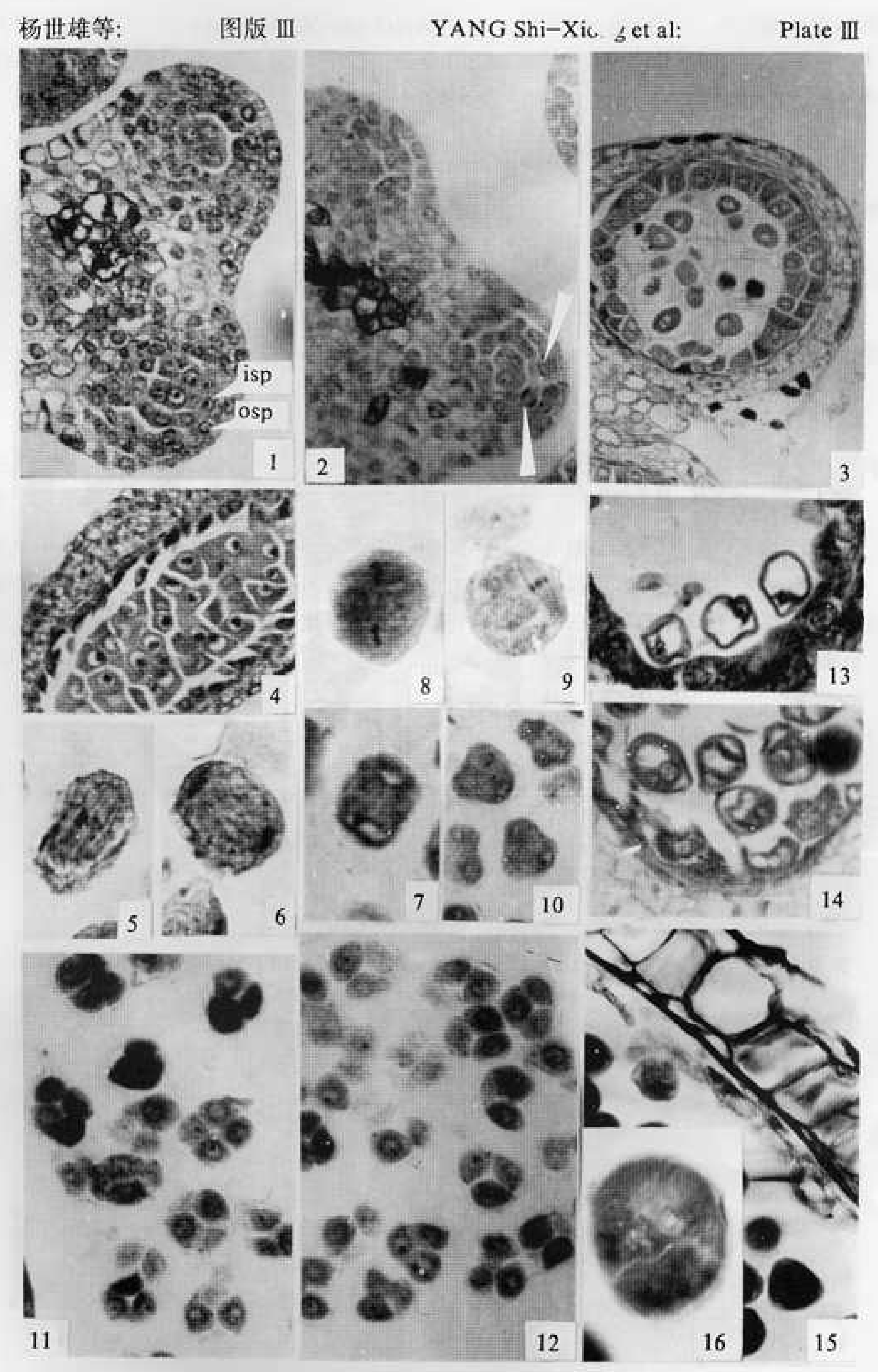
Fig. 1. Hypodermal origin of single archesporium. Fig. 2. LS of a anatropous ovule with two layers of integument and microphyle formed by inner integument. Fig. 3. Megaspore mother cell. Fig. 4. Dyad. Fig. 5. Linner tetrad. Fig. 6. T-shaped tetrad. Fig. 7. Single-nucleate embryo sac with degenerating microphylar magaspores. Fig. 8. 2-nucleate embryo sac. Figs. 9—10. Successive sections of a 4-nucleate embryo sac. Fig. 11. Microphylar end of a 8-nucleate embryo sac, showing a egg cell (ec), a synergid (sy) and two polar nuclei closed together. Fig. 12. Chalazal end of a 8-nucleate embryo sac, showing two antipodal cells (ant) and hypostasa (hy). Fig. 13. Sterile ovule with prominent integument tapetum (it). Fig. 14. Two egg apparatus in one ovule.



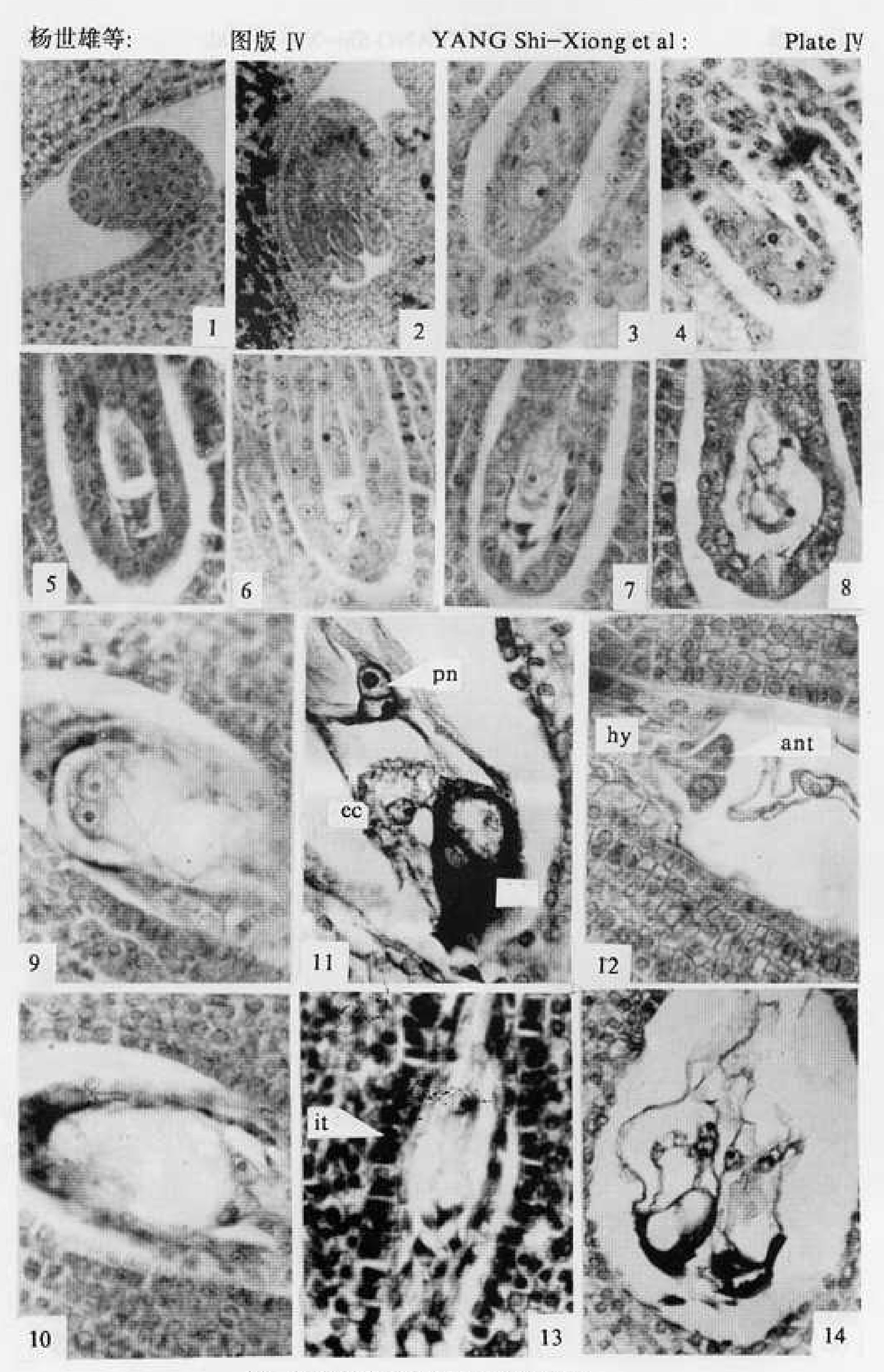
See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text